

ESTUDIO DE MIGRACIONES DEL ZOOPLANKTON EN UN LAGO SOMERO: DESARROLLO DE UNA NUEVA METODOLOGÍA A CAMPO

H. H. Benítez y M. C. Claps

Instituto de Limnología (ILPLA), CCT CONICET La Plata. Av. Calchaquí km 23,5
1888 F. Varela
hernan@ilpla.edu.ar

ABSTRACT. We investigated the vertical and horizontal distributions of zooplankton in the littoral zone of a pampean shallow lake: Lacombe Lake (Buenos Aires, Argentina) throughout the 24-h day in summer. A new methodology that allows to take multiple samples without disturbance and difficulty was employed for sampling sectors with submerged macrophyte beds. This lake is characterized by the presence of littoral and planktivorous ichthyofauna. Lacombe Lake exhibited high transparency owing to the presence of submerged macrophytes (*Myriophyllum quitense*). We observed little variation at different depths within the horizontal transects with respect to temperature, dissolved-oxygen concentration, conductivity, and pH and recorded statistically significant (ANOVA) horizontal and vertical zooplankton-abundance gradients. The majority of the small-bodied zooplankton (ciliates and rotifers) evidenced no significant variation in their horizontal or vertical distribution. Littoral cladocerans appear to migrate vertically rather than horizontally, whereas *Diaphanosoma birgei* exhibited significant changes in its horizontal distribution. The presence of emergent and submerged macrophytes in the littoral zone is not sufficient to promote clear differences in diurnal horizontal zooplankton migration. The differences in the diel fluctuations in particular species may be mostly dependent on specific ecological requirements, environmental conditions, and/or fish predation.

KEYWORDS: zooplankton, migration, sampling methodology, shallow lake, macrophytes.

PALABRAS CLAVE: zooplankton, migración, metodología muestreo, lago somero, macrófitas.

INTRODUCCIÓN

Las mayores pérdidas de la comunidad zooplanctónica se deben a la depredación por parte de invertebrados y vertebrados, y una de las estrategias que emplea el zooplancton para eludirla es migrar a determinadas zonas de resguardo en los momentos en que el riesgo de depredación es mayor (Han y Straškraba, 2001; Pesticarrari *et al.*, 2004).

Existen numerosos estudios que muestran la importancia de las migraciones

diarias verticales y horizontales (Gilbert y Hampton, 2001; Cerbin *et al.*, 2003; Grzegorz *et al.*, 2005; entre otros). Este fenómeno, que responde a cambios en la intensidad de la luz incidente en la superficie de agua (Ringelberg y Van Gool, 2003), puede ser alterado por factores como la temperatura, la concentración de oxígeno disuelto en los niveles profundos y las sustancias químicas liberadas por depredadores (Winder *et al.*, 2003).

Las migraciones horizontales parecen ser importantes en los cuerpos someros

con gran densidad de macrófitas acuáticas y constituirían una estrategia para la evasión a la depredación de peces presentes en la zona pelágica (Wojtal *et al.*, 2003; Van Onsem *et al.*, 2010), aunque el ingreso de los zooplanctones a zonas vegetadas los enfrenta a peces litorales (Castro *et al.*, 2007) y depredadores invertebrados (Jensen *et al.*, 2010).

Uno de los inconvenientes que presentan los estudios de migraciones en ambientes muy someros con vegetación sumergida es el disturbio provocado durante la extracción de muestras cuando se utilizan dispositivos como botellas tipo Van Dorn o trampas tipo Schlinder-Patallas. Además, estos métodos empleados con éxito en estudios de migraciones zooplanctónicas en lagos profundos (Nesbitt *et al.*, 1996; Easton y Gophen, 2003; Karabin y Ejsmont-Karabin, 2005; Grzegorz *et al.*, 2006; entre otros) no son recomendables para discriminar finas capas en el perfil vertical para estudiar los desplazamientos verticales en lagos someros en forma simultánea con los desplazamientos horizontales que se supone que predominan en este tipo de ambiente (Barker *et al.*, 2010). Para satisfacer esa necesidad se diseñó y puso a prueba un sistema de muestreo que no genera disturbio durante la extracción de las muestras destinadas a los análisis y a los recuentos de organismos. En tal sentido, el objetivo de este trabajo es ensayar una nueva metodología de muestreo a campo de mínimo disturbio, que sea capaz de detectar diferencias entre los parámetros ambientales y la distribución zooplanctónica en pequeñas escalas espacia-

les en dimensión vertical y horizontal. Asimismo, se pretende emplearla para dilucidar el uso que hace del espacio el zooplancton en un ciclo diario y los factores que inciden sobre ello, con acento en la migración y el efecto de refugio restringido a la presencia de macrófitas sumergidas y emergentes.

ÁREA DE ESTUDIO

La laguna Lacombe (35° 49' 59' S - 57° 53' 20' O) presenta una superficie aproximada de 130 ha, con una longitud máxima de 1.750 m (sentido N-S) y un ancho máximo de 1.500 m. No presenta afluentes ni efluentes. Se encuentra colonizada en su parte central por vegetación emergente (*Scirpus californicus*) y durante el ciclo diario analizado también se registró la presencia de vegetación sumergida (*Myriophyllum quitense*). La pesca deportiva constituyó por años el principal uso del cuerpo de agua siendo el pejerrey (*Odontheistes bonariensis*) el objetivo principal durante los meses fríos y la tararira (*Hoplias malabaricus*) durante los meses cálidos.

En los días en que se llevó a cabo el estudio el nivel hidrométrico de la laguna fue bajo, y particularmente en el sector seleccionado para en estudio no superó los 60 cm de profundidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el estudio de la distribución del zooplancton en función del tiempo se definió una transecta de 20 m paralela a la línea de costa y perpendicular al borde de un juncal. La transecta estuvo ubicada a 30 m de la línea de costa y contó con

tres puntos de muestreo equidistantes, cada uno con dos niveles de profundidad: el superior, a 15 cm de la superficie, y el profundo, a 45 cm de la superficie y 15 cm del fondo. Uno de los puntos de muestreo estuvo ubicado al borde del juncal (*S. californicus*) mientras que los dos restantes presentaron la mitad inferior del perfil vertical colonizado por macrófitas sumergidas (*M. quitense*), y aguas libres en la mitad superior (Fig. 1).

momentos del muestreo el ambiente estuvo afectado por vientos provenientes del Sur y del Sudeste que oscilaron entre 25 y 35 km/h a excepción del último evento de muestreo (mediodía del 24 de noviembre) en que la intensidad disminuyó a 16 km/h.

Sistema de muestreo

Con el objetivo que reducir el disturbio de muestreo se diseñó y construyó

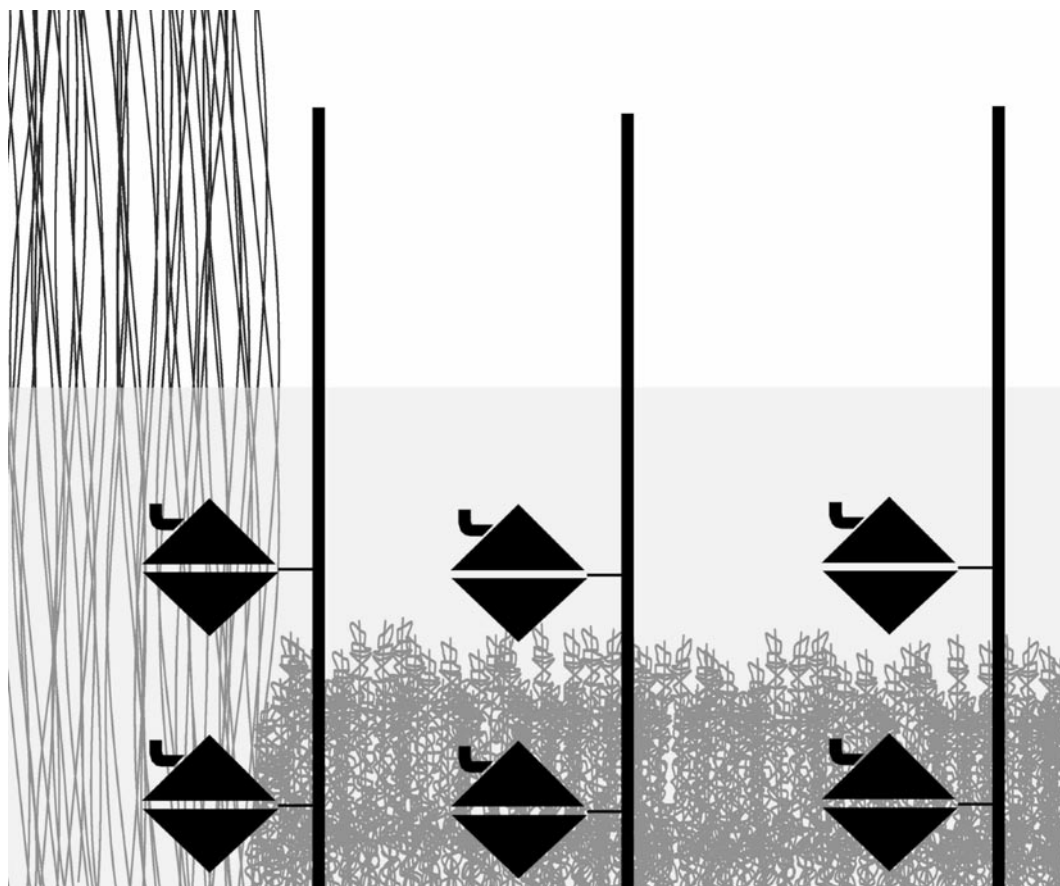


Figura 1. Esquema de la distribución de las macrófitas acuáticas y la posición de los muestreadores en la laguna Lacombe.

El muestreo se llevó a cabo los días 23 de noviembre de 2007, al ocaso (19:30 hs) y 24 del mismo mes, a medianoche (0:30 hs), alba (5:30 hs) y mediodía (12:30 hs). En

yó un sistema de fijación y operación a distancia de bombas sumergibles con las que se extrajo el agua tanto para los análisis físico-químicos como para

la recolección de las muestras de zooplankton.

El sistema empleado consistió en una serie de soportes capaces de sostener las bombas sumergibles a una altura regulable. Una vez fijas, las bombas se operaron desde la línea de costa evitando el disturbio en el sector en que se llevó a cabo el muestreo. El dispositivo se instaló inmediatamente antes del primer muestreo de manera que esta primera extracción estuvo afectada por el disturbio inicial de instalación.

Para la extracción de las muestras se emplearon bombas sumergibles de 5.000 l/h, las cuales se alimentaron por medio de cables con baterías de 12 V dispuestas en tierra firme. El agua así bombeada se condujo por mangueras de 1 pulgada hasta bidones de 25 litros ubicados en la costa y se tomó la precaución de desalojar el agua retenida en la manguera (calculada en unos 30 litros) antes de iniciar cada recolección. Sólo se requirió la elevación de columna de agua necesaria para introducir el agua en los bidones (0,4 m) de modo que el caudal no resultó afectado por la elevación. Las bombas fueron encerradas entre dos embudos unidos por sus bases, dejando en ese sector una ranura de aproximadamente dos centímetros con el objeto de que la extracción de cada bomba se realizara en una fina capa del perfil vertical de la laguna (Fig. 2).

Por medio de una red de 35 μm de abertura de malla se filtraron los 25 l de agua de cada bidón para cada muestra de zooplankton, y se extrajeron muestras de agua destinadas a la medición *in situ* de temperatura, conductividad,

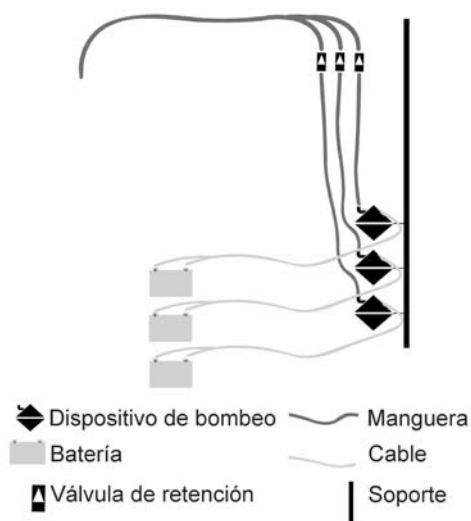


Figura 2. Detalle del sistema empleado para la extracción de muestras de zooplankton y agua en la laguna Lacombe.

pH, oxígeno disuelto y turbidez por medio de un sensor múltiple HORIBA U-10.

Se recolectaron muestras de agua para efectuar determinaciones químicas en el laboratorio así como también el análisis de pigmentos. La concentración de fósforo total se estimó mediante el método del ácido ascórbico previa digestión con persulfato de potasio acidificado (APHA 1995). La concentración de polifenoles solubles se determinó por el método del reactivo Folin Ciocalteus-carbonato tartrato (APHA, 1995). Para estimar la concentración de clorofila "a" y de los feopigmentos se filtró un volumen determinado de agua mediante filtros Whatmann GF/C que fueron incubados en acetona al 90% durante 48 horas para realizar las lecturas espectrofotométricas antes y después de la acidificación con HCl (APHA, 1995). Para el cálculo de la concentración de

los pigmentos se utilizó la fórmula de Lorenzen (1967).

Análisis estadístico de los datos

Para determinar estadísticamente si la distribución horizontal o vertical de los zooplanctones fue dependiente del momento del día (inicio de migración) se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de dos vías, cuyos factores fueron el tiempo y la posición horizontal, por un lado y el tiempo y la posición vertical, por el otro. Para la selección de las especies se tomaron dos criterios: la persistencia de la especie a lo largo del día y normalidad de su densidad o de las transformaciones correspondientes.

RESULTADOS

El pH y el oxígeno disuelto mostraron valores máximos en horas de la tarde y en superficie. Los valores de turbidez fueron máximos en el muestreo de la tarde a pesar de haber pasado un lapso de dos horas entre la instalación del dispositivo de muestreo y la primera toma de muestras. En los sucesivos horarios de muestreo los valores disminuyeron abruptamente y fueron extremadamente bajos. El valor mínimo de temperatura se registró al amanecer aunque no se observaron importantes variaciones espaciales tanto en la dimensión horizontal como en la vertical a excepción del atardecer, con registros térmicos más elevados en superficie (Fig. 3).

La concentración de fósforo total no superó los 100 $\mu\text{g/l}$, excepto en el primer evento de muestreo, en la zona del

juncal. La concentración de polifenoles solubles tuvo escasa variación tanto temporal como espacialmente. Los valores de la clorofila "a" fitoplanctónica fueron extremadamente bajos mientras que los de la feofitina fueron más elevados (Fig. 4).

En el total de muestras de zooplancton extraídas, se identificaron 47 especies (4 amebas testáceas, 4 ciliados, 25 rotíferos, 10 cladóceros y 4 copépodos) (Tabla 1). Los protistas y rotíferos fueron poco abundantes mientras que los copépodos fueron dominantes (61 - 96 % de la densidad total zooplanctónica). Las larvas nauplii resultaron el estadio más abundante, con valores siempre superiores al 75 % del total del grupo. La importancia numérica de los cladóceros fue variable (5 - 36 % de la densidad total zooplanctónica).

Nueve especies estuvieron presentes en todos los eventos de muestro del ciclo diario: tres rotíferos (*Lepadella patella*, *Tetradinella patina* y *Trichocerca pusilla*), cuatro cladóceros (*Alona glabra*, *Coronatella rectangularis*, *Ceriodaphnia* cfr. *dubia* y *Diaphanosoma birgei*) y dos copépodos (*Notodiaptomus incompositus* y *Acanthocyclops robustus*).

Las especies que mostraron migraciones estadísticamente verificables fueron escasas (Tabla 2).

Diaphanosoma birgei se alejó del juncal al anochecer protegiéndose en los niveles colonizados por la vegetación sumergida mostrando resultados significativos en la dimensión horizontal. En el eje vertical, *T. patina* descendió significativamente al anochecer, mientras que *A. glabra* y *C. sphaericus* presentaron sus máximas densidades en niveles superficiales durante la noche.

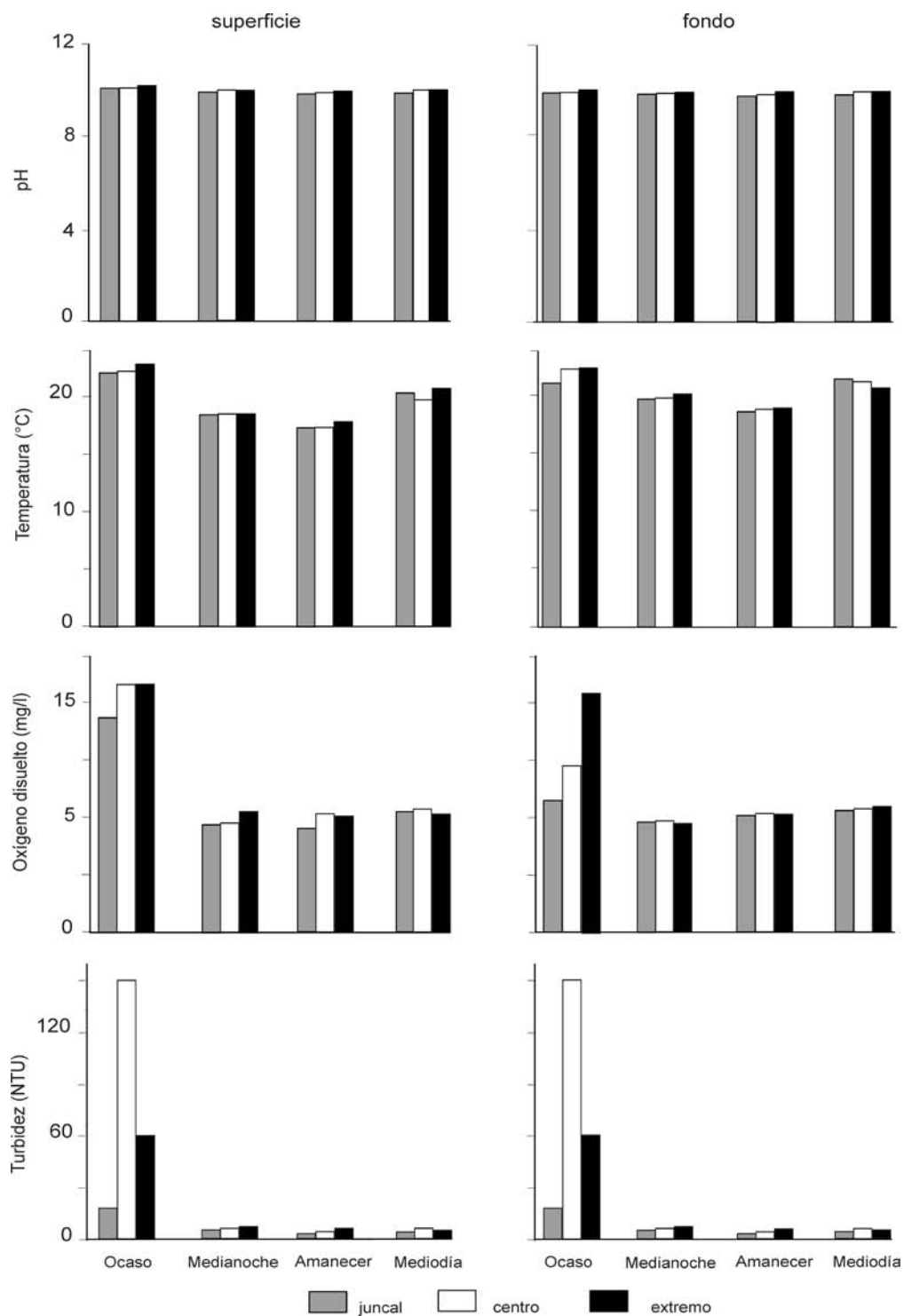


Figura 3. Variación espacial y temporal de parámetros ambientales en el ciclo diario estival en la laguna Lacombe en los niveles superiores e inferiores de la columna de agua.

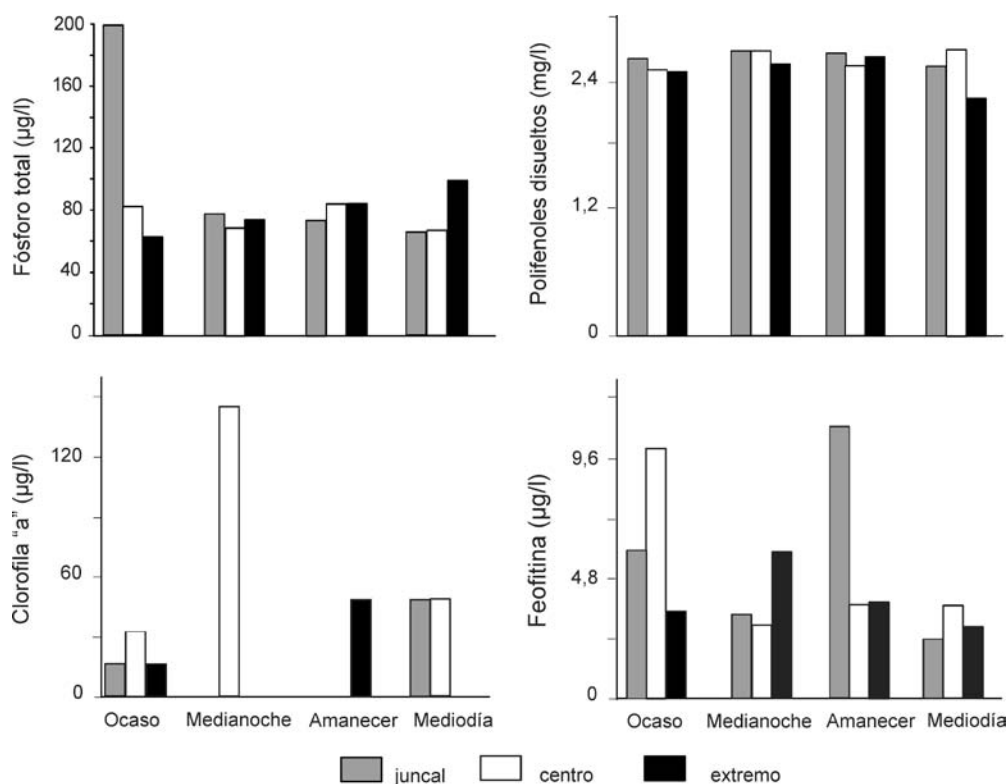


Figura 4. Variación espacial y temporal de parámetros ambientales en el ciclo diario estival en la laguna Lacombe.

Tabla 1. Especies registradas en el zooplancton en la laguna Lacombe y su ocurrencia durante el ciclo diario analizado

	ocaso	medianoche	amanecer	mediodía
<i>Arcella discoides</i> Ehr.				
<i>A. hemisphaerica</i> Perty				
<i>Centropyxis aculeata</i> (Ehr.)				
<i>Diffugia gramen</i> Penard				
<i>Epystilis</i> sp.				
<i>Rhabdostyla</i> sp.				
<i>Vaginicola</i> sp.				
<i>Vorticella campanula</i> Ehr.				
<i>Asplanchna brightwelli</i> (Gosse)				
<i>Brachionus plicatilis</i> (O.F.M.)				
<i>B. quadridentatus</i> (Hermann)				

	ocaso	medianoche	amanecer	mediodía
Bdelloideo				
<i>Colurella hindenburgi</i> Steinecke				
<i>C. uncinata</i> (O.F.M.)				
<i>Lecane bulla</i> (Gosse)				
<i>L. closterocerca</i> Schmarda				
<i>L. luna</i> (O.F.M.)				
<i>L. quadridentata</i> (Ehr.)				
<i>Lepadella acuminata</i> (Ehr.)				
<i>L. ovalis</i> (O.F.M.)				
<i>L. minuta</i> Montet				
<i>L. patella</i> (O.F.M.)				
<i>Lophocaris salpina</i> (Ehr.)				
<i>Mytilina mucronata</i> (O.F.M.)				
<i>Paralepadella vanoyei</i> De Ridder				
<i>Pompholyx sulcata</i> (Hudson)				
<i>Proalides</i> sp.				
<i>Testudinella patina</i> (Hermann)				
<i>Trichocerca chattoni</i> (de Beauchamp)				
<i>T. elongata</i> (Gosse)				
<i>T. pusilla</i> (Lauterborn)				
<i>T. stylata</i> (Gosse)				
<i>T. uncinata</i> (Voigt)				
<i>Alona glabra</i> Sars				
<i>Alona guttata</i> Sars				
<i>Bosmina huaronensis</i> Delachaux				
<i>Ceriodaphnia</i> cfr. <i>dubia</i>				
<i>C. reticulata</i> (Jurine)				
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F.M.)				
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars)				
<i>Daphnia spinulata</i> Biraben				
<i>Diaphanosoma birgei</i> Korinek.				
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird).				
<i>Notodiaptomus incompositus</i> (Brian)				

	ocaso	medianoche	amanecer	mediodía
<i>Acanthocyclops robustus</i> (Sars).				
<i>Metacyclops mendocinus</i> (Wierzejski).				
<i>Cletocamptus deitersi</i> Richard				

Tabla 2. Resultados de la interacción entre los factores espaciales y el factor tiempo en los análisis factoriales realizados para los integrantes del zooplancton presentes durante los 4 muestreos del ciclo diario analizado.

	Transformación	Horizontal		Vertical	
		F	p	F	p
<i>Testudinella patina</i>		0,471	0,817	4,241	0,022
<i>Alona glabra</i>	Raíz cuadrada	0,671	0,676	3,303	0,047
<i>Chydorus sphaericus</i>	Log ₁₀	0,892	0,530	2,936	0,065
<i>Diaphanosoma birgei</i>	Raíz cuadrada	8,474	0,001	0,256	0,856
Total nauplii		1,210	0,365	0,658	0,590
Copepodito <i>Notodiaptomus incompositus</i>		3,780	0,024	0,220	0,881
Copepodito <i>Acanthocyclops robustus</i>		0,282	0,935	0,752	0,537
Adulto <i>N. incompositus</i>	Log ₁₀	1,667	0,212	0,174	0,912

DISCUSIÓN

Los valores de los parámetros físicos y químicos corresponden a rangos normales de un ciclo diario estival y su variación fue escasa, como ha sido señalada para otros lagos someros (José de Paggi, 1995; Benítez, 2008).

La concentración de fósforo total fue menor a la registrada en años previos (Ardohain, 2008) y el valor más elevado coincide cronológicamente con el disturbio generado por la instalación del dispositivo de muestreo. El valor más elevado de turbidez, registrado en el primer evento de muestreo y su posterior descenso a valores mínimos también señala el contraste entre el disturbio ocasionado por la instalación

del muestreador y la ausencia de perturbación en las extracciones sucesivas.

La baja riqueza y densidad zooplancónica se vincularía a la escasa biomasa fitoplanctónica. El fitoplancton estaría influenciado negativamente por la presencia de *M. quitense* ya que una gran proporción de las macrófitas sumergidas liberan sustancias alelopáticas que inhiben el desarrollo de especies fitoplanctónicas (Erhard, 2006).

Los escasos protistas presentes mostraron una baja densidad en el agua libre y su presencia puede relacionarse con la proximidad de las macrófitas emergentes y sumergidas (Mieczan, 2008).

La mayoría de los rotíferos presentes pueden considerarse de hábitos perifiti-

cos (Duggan, 2001). La escasa importancia cuantitativa de los rotíferos en el ciclo diario no coincide con los resultados obtenidos por Duggan *et al.* (1998, 2001) en la región litoral de un lago colonizado con diferentes macrófitas sumergidas mientras que es similar a la distribución que Kuczyńska-Kippen (2003) señala para los márgenes de los *stands* de una especie de *Myriophyllum* en un lago somero. La ausencia de especies típicamente planctónicas podría vincularse a su desventaja competitiva respecto de los cladóceros y copépodos para la obtención del escaso alimento (Mac Isaac y Gilbert, 1989).

La complejidad espacial en la zona litoral facilita la coexistencia de especies de cladóceros planctónicas con las litorales (Scheffer *et al.* 2003). Además, las especies litorales pueden alimentarse de detritos y de esta manera reducir la competencia por las algas planctónicas (Hessen *et al.*, 2003, Nandini *et al.*, 2007). En coincidencia con lo observado por Paterson (1993), Kiss (2006) y Jensen *et al.* (2010), los cladóceros litorales muestran la tendencia a desplazarse durante la noche hacia las aguas libres. En el caso de *D. birgei* y los copepoditos ciclopoideos, se evidencia un desplazamiento horizontal hacia el agua libre en el ocaso lo que podría coincidir con lo mencionado por Paterson (1993) y Cerbin *et al.* (2003) que detectaron comportamientos semejantes pero en dimensión vertical.

La turbulencia del agua, característica en todo ambiente somero sujeto a acción eólica, interfiere en los movimientos migratorios del zooplancton (Benítez, 2008). En este sentido, Easton y Go-

phen (2003) remarcan este efecto en las proximidades de la línea de costa y la validación estadística de las migraciones de sólo una pequeña proporción de las especies presentes en la laguna Lacombe bien puede estar explicada en parte por este mecanismo. Otro fenómeno que pudo enmascarar la validación de las migraciones de algunas especies fue la proximidad temporal entre la instalación del dispositivo y la primera toma de muestras que por ello se vio fuertemente afectada por el disturbio. Por otra parte la escasez de zooplancton hizo que muchas especies no tuvieran una presencia en todos los eventos de muestreo por lo cual fueron descartadas al realizar los análisis de varianza.

La mayor cantidad de indicios de migraciones verticales difiere con lo expresado por Burks *et al.* (2002) quienes resaltan la importancia de las migraciones horizontales en lagos someros, hecho que había sido localmente corroborado por Benítez y Claps (2009) en la laguna de Monte en ausencia de macrófitas sumergidas. Esta discrepancia podría estar relacionada a que en la laguna Lacombe el nivel inferior de la columna de agua estuvo colonizado por macrófitas sumergidas que dejaron libre sólo el nivel superior del perfil vertical, hecho que no se verificó en la Laguna de Monte.

El empleo de sistemas de muestreo ideados para la resolución de objetivos particulares puede ser de gran utilidad, como lo expresan Cerbin *et al.* (2003). En el presente trabajo se emplea un método de extracción de muestras que mostró síntomas de disturbio exclusivamente en el evento de muestreo inme-

diatamemente posterior a la instalación del dispositivo. En las extracciones sucesivas las evidencias de disturbio disminuyeron drásticamente y el diseño fue capaz de discriminar con gran poder de resolución niveles de profundidad a pequeña escala en el perfil vertical de un lago somero. La presencia de cladóceros y copépodos, incluso aquellos de mayor tamaño y movilidad, son un indicio de que las bombas sumergibles son aptas en los ambientes lénticos para colectar zooplanctones de elevada capacidad de evasión (Blinn y Green, 1986). Los resultados de Masson *et al.* (2004) en un estudio comparativo de diferentes artes de extracción apoyan el empleo de bombas centrífugas sumergibles para estos propósitos.

Con este sistema se ha continuado con la búsqueda de la dilucidación de la importancia de las migraciones verticales en este tipo de ambientes, sumando la innovadora metodología de muestreo.

AGRADECIMIENTOS

A Marcelo Martínez Leanes por permitir el acceso a su estancia donde se encuentra la laguna Lacombe. A Gonzalo Ruiz por su colaboración en las tareas de campo. Este trabajo fue subvencionado por CONICET y la Universidad Nacional de La Plata (N 484). Contribución Científica N° 913 del Instituto de Limnología "Dr. R. A. Ringuelet".

BIBLIOGRAFÍA

- APHA.** 1995. Standard methods for analysis of water and wastewater. 19th ed. American Public Health Association, Washington D.C.
- Arдохайн, D. M.** 2008. Respuesta del zooplancton en su estructura y dinámica a factores clave en una laguna arica (pcia. de Buenos Aires). Tesis Doctoral N° 961. Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo.
- Barker, T., H. M. D. Irfanullah y B. Moss.** 2010. Micro-scale structure in the chemistry and biology of a shallow lake. *Freshwater Biology*, 55: 1145 – 1163.
- Benítez, H. H.** 2008. Estructura y dinámica del zooplancton de una laguna pampásica moderadamente eutrófica (San Miguel del Monte): factores de control. Tesis Doctoral N° 990. Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo.
- Benítez, H. H. y M. C. Claps.** 2009. Distribución horizontal y vertical del zooplancton en un ciclo diario en el litoral de una laguna pampásica. *Biología Acuática*, 26: 19 - 31.
- Blinn, D. W. y J. Green.** 1986. A pump sampler study of microdistribution in Walker Lake, Arizona, U.S.A.: a senescent crater lake. *Freshwater Biology*, 16: 175 – 185.
- Burks, R. L., D. M. Lodge, E. Jeppesen y T. D. Lauridsen.** 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology*, 47: 343 - 365.

- Cerbin, S., D. J. Balayla y W. Van de Bund. 2003. Small-scale distribution and diel vertical migration of zooplankton in a shallow lake (Lake Naardermeer, The Netherlands). *Hydrobiologia*, 491: 11 - 117.
- Duggan, I. C. 2001. The ecology of periphytic rotifers. *Hydrobiologia*, 446/447: 139–148.
- Duggan, I. C., J. D. Green, K. Thompson y R. J. Shiel. 1998. Rotifers in relation to littoral ecotone structure in Lake Rotomanuka, North Island, New Zealand. *Hydrobiologia*, 387/388: 179 – 197.
- Duggan, I. C., J. D. Green, K. Thompson y R. J. Shiel. 2001. The influence of macrophytes on the spatial distribution of littoral rotifers. *Freshwater Biology*, 46: 777 - 786.
- Easton, J. y M. Gophen. 2003. Diel variation in a vertical distribution of fish and plankton in lake Kinneret: a 24-h study of ecological overlap. *Hydrobiologia*, 421: 91 - 100.
- Erhard, D. 2006. Allelopathy in aquatic environments. En: M. J. Reigosa, N. Pedrol and L. González (Eds.) *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications*, Springer: 433 - 450.
- Gilbert, J. J. y S. E. Hampton. 2001. Diel vertical migrations of zooplankton in shallow, fishless pond: a possible avoidance-response cascade induced by notonectids. *Freshwater Biology*, 46: 611 - 621.
- Grzegorz G., N. Kuczyńska-Kippen y P. Klimaszyk. 2005. Diel vertical distribution of zooplankton in Piaseczno Lake (Wdecki Landscape Park) – I. Crustacea. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 34 (4): 97 - 108.
- Grzegorz G., P. Klimaszyk y N. Kuczyńska-Kippen. 2006. Diel vertical distribution of zooplankton in Piaseczno Lake (Wdecki Landscape Park) – II. Rotifera. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 35 (1): 29 - 37.
- Han, B. P. y M. Straškraba. 2001. Control mechanisms of diel vertical migration: theoretical assumptions. *Journal of Theoretical Biology*, 210: 305 – 318.
- Hessen, D. O., B. A. Faafeng y P. Brettum. 2003. Autotroph: herbivore biomass ratios; carbon deficits judged from plankton data. *Hydrobiologia*, 491: 167 – 175.
- Jensen, E., S. Brucet, M. Meerhoff, L. Nathansen y E. Jeppesen. 2010. Community structure and diel migration of zooplankton in shallow brackish lakes: role of salinity and predators. *Hydrobiologia*, 646: 215 – 229.
- José de Paggi, S. 1995. Vertical distribution and diel migration of rotifers in a Paraná River floodplain lake. *Hydrobiologia*, 310: 87 - 94.
- Karabin, A. y J. Ejsmont-Karabin. 2005. An evidence for vertical migrations of small rotifers – a case of rotifer community in a dystrophic lake. *Hydrobiologia*, 546: 381 - 386.
- Kiss, A. 2006. The effects of *Najas marina* on the zooplankton species composition and water chemistry in a small, shallow lake (Fehér-tó, Fertő-Hanság National Park, Hungary). *Opuscula Zoologica Budapest*, 35: 41 - 52

- Kuczyńska-Kippen, N. 2003. The distribution of rotifers (Rotifera) within a single *Myriophyllum* bed. *Hydrobiologia*, 506: 327 – 331.
- Lorenzen, C. I. 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments, spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, 12: 343 – 346.
- MacIsaac, H. J. y J. J. Gilbert. 1989. Competition between rotifers and cladocerans of different body sizes. *Oecologia*, 81:295-301.
- Masson, S., B. Piel-Alloul, G. Methot y N. Richard. 2004. Comparison of nets and pump sampling gears to assess zooplankton vertical distribution in stratified lakes. *Journal of Plankton Research*, 26 (10): 1199 - 1206.
- Mieczan, T. 2008. Influence of emergent and submerged macrophytes on the structure of planktonic ciliate communities in shallow freshwater lakes (Eastern Poland). *International Review of Hydrobiology*, 93: 269 – 283.
- Nandini, S., C. Enríquez-García y S. S. Sarma. 2007. A laboratory study on the demography and competition of three species of littoral cladocerans from Lake Huetzalin, Xochimilco, Mexico. *Aquatic Ecology*, 41: 547 – 556.
- Nesbitt, L., H. Riessen y C. Rachmáran. 1996. Opposing predation pressures and induced vertical migration responses in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 4: 1306 - 1311.
- Paterson, M. 1993. The distribution of microcrustacea in the littoral zone of a freshwater lake. *Hydrobiologia*, 263: 173 - 183.
- Perticarrari, A., M. S. Arcifa y R. A. Rodrigues. 2004. Diel vertical migration of copepods in a Brazilian lake: a mechanism for decreasing risk of *Chaoborus* predation? *Brazilian Journal of Biology*, 64: 289 – 298.
- Ringelberg, J. y E. Van Gool. 2003. On the combined analysis of proximate and ultimate aspects in diel vertical migration (DVM) research. *Hydrobiologia*, 491 85 - 90.
- Scheffer, M., S. Rinaldi, J. Huisman y F. J. Weissing. 2003. Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia*, 491: 9 – 18.
- Winder, M., M. Boersma y P. Spaak. 2003. On the cost of vertical migration: are feeding conditions really worse at greater depths? *Freshwater Biology*, 48: 383 – 393.
- Wojtal, A., P. Frankiewicz, K. Izydorczyk y M. Zalewski. 2003. Horizontal migration of zooplankton in a littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia* 506–509: 339 – 346.
- Van Onsem, S., S. De Backer y L. Triest. 2010. Microhabitat–zooplankton relationship in extensive macrophyte vegetations of eutrophic clear-water ponds. *Hydrobiologia*, 656: 67 – 81.